

生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征

王绍强, 于贵瑞

(中国科学院地理科学与资源研究所千烟洲农业生态试验站, 北京 100101)

摘要: 生态系统元素平衡是当前全球变化生态学和生物地球化学循环的研究热点和焦点。在系统介绍生态化学计量学与碳氮磷元素循环研究进展的基础上, 重点从土壤 C/N/P 化学计量比的分布特征、指示作用、对碳固定的影响, 以及人类活动对 C/N/P 比的影响等方面探讨了 C/N/P 比在养分限制、生物地球化学循环、森林演替与退化等领域中的应用等问题, 并展望了生态系统碳氮磷平衡的元素化学计量学未来研究的发展方向。通过对生态化学计量学理论和方法的研究, 可以深入认识植物凋落物-土壤相互作用的养分调控因素, 对于揭示碳氮磷元素之间的相互作用及平衡制约关系, 为减缓温室效应提供新思路 and 理论依据, 具有重要的现实意义。

关键词: 生态化学计量学; 土壤 C/N/P 比; 物质循环; 能量平衡

文章编号: 1000-0933 (2008) 08-3937-11 中图分类号: Q143 文献标识码: A

Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements

WANG Shao-Qiang, YU Gui-Rui

Qianyanzhou Ecological Experimental Station, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Beijing 100101, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28 (8): 3937 ~ 3947.

Abstract: Ecosystem element balance has been a main focus of global change ecology and biogeochemical cycle research. This paper first introduces progresses in ecological stoichiometry and carbon, nitrogen and phosphorus cycles. Then application of C/N/P stoichiometry in nutrient limitation, biogeochemical cycle, forest succession and degraded land is reviewed, especially in the fields of distribution characteristics, indication role, effect on carbon sequestration and human activity influence on soil C/N/P ratio. We also discuss future research directions in ecological stoichiometry. The development of ecological stoichiometry theory and research method can help us better understand nutrient controlling factors of plant-litter-soil interaction. It is more important to reveal interaction among carbon, nitrogen and phosphorus in order to provide insight and theoretical foundation for alleviation of greenhouse effects.

Key Words: ecological stoichiometry; soil C/N/P ratio; element cycle; energy balance

生态系统碳氮磷等元素的循环是全球变化研究的热点之一, 而且碳与氮、硫、磷等元素的循环过程是相互耦合的^[1~3], 所以, 养分循环的改变将强烈地影响生态系统碳循环过程^[4,5]。同时, 生态系统碳循环的稳定性

基金项目: 国家自然科学基金面上资助项目 (30670312); 国家 973 计划 (2002CB412501) 资助项目

收稿日期: 2007-03-24; 修订日期: 2008-05-01

作者简介: 王绍强 (1972~), 男, 湖北襄樊人, 博士, 副研究员, 主要从事全球变化生态学、生物地球化学循环研究。E-mail: sqwang@igsrr.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30670312); National Key Basic Research and Development Program of China (No. 2002CB412501)

Received date: 2007-03-24; **Accepted date:** 2008-05-01

Biography: WANG Shao-Qiang, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in global change ecology, biogeochemical cycles. E-mail: sqwang@igsrr.ac.cn

<http://www.ecologica.cn>

不仅会受到相关生物体对元素需求的强烈影响,也会受到周围环境化学元素平衡状况的影响,在相对稳定的条件下,生态系统碳储量是由质量守恒原理和其它关键养分元素(如氮、磷等)的供应量控制的^[4,6],因而,研究碳、氮、磷的平衡关系对于认识生态系统碳汇潜力和生态系统如何响应未来气候变暖具有重要意义^[7-9]。

生态化学计量学(ecological stoichiometry)结合了生物学、化学和物理学等基本原理,包括了生态学和化学计量学的基本原理,考虑了热力学第一定律、生物进化的自然选择原理和分子生物学中心法则的理论,是研究生物系统能量平衡和多重化学元素(主要是碳、氮、磷)平衡的科学,以及元素平衡对生态交互作用影响的一种理论,这一研究领域使得生物学科不同层次(分子、细胞、有机体、种群、生态系统和全球尺度)的研究理论能够有机地统一起来^[10-12]。曾德慧等^[12]对生态化学计量学的概念、研究历史、基本理论、应用和发展做了详细的阐述。目前,生态化学计量学核心是认识到生物体元素组成存在相当大的差异,这些差异与重要的生态功能有着根本性的联系,所以,可应用质量平衡限制理论认识生物体和环境之间能量和物质的流动^[13,14]。

生态化学计量学研究最早主要是针对水生生态系统开展的,海洋生态学家和地球化学家应用了化学计量学原理指导养分限制和养分循环的研究已有50多年的历史^[15],如由于氮磷比率变化而导致的藻类爆发、食物链中养分的平衡关系等^[12]。生态化学计量学是近年来新兴的一个生态学研究领域,是生态学与生物化学、土壤化学研究领域的新方向,也是研究土壤—植物相互作用与碳、氮、磷循环的新思路^[12,14]。目前,生态化学计量学已经广泛应用于种群动态、生物体营养动态、微生物营养、寄主病原关系、生物共生关系、消费者驱动的养分循环、限制性元素的判断、养分利用效率、生态系统比较分析和森林演替与衰退及全球碳氮磷生物地球化学循环、资源竞争理论等研究中,并取得了许多研究成果^[12]。由于土壤系统中食物链正日益被当作养分循环的重要调节者,所以,生态化学计量学在土壤养分循环与限制作用研究中的应用受到了更多的关注^[12-15]。

1 碳氮磷生态化学计量学研究的科学意义

1.1 养分比例与化学计量学

植被根、茎和叶中的养分含量取决于土壤养分供应和植被养分需求间的动态平衡,因此植物的养分比率常常会趋向一固定的比值,这种模式最先在海洋中被观察到,后来发现在陆地生态系统也是如此^[5,10]。这种向固定养分比趋同的结果表明:对生物生长限制最强的养分元素决定了所有养分元素的循环速度,这些循环速度既受植被养分需求量的约束,也可受来自土壤养分供应的约束,因此,养分比例(元素化学计量学)可以定义生态系统中大部分养分元素的循环模式^[5]。

生态化学计量学认为元素的相对丰度能控制生态系统的养分循环和能量流动的速率,将生态实体的各个层次在元素水平上统一起来,使得不同尺度、不同生物群系和不同研究领域的生物学研究联系起来,可用于研究生态相互作用及其过程中化学物质的平衡,从而能阐明海洋和陆地植被对碳的吸收及释放机制^[10]。所以,生态化学计量学能用来更好地揭示生态系统各组分(植物、凋落物和土壤)养分比例的调控机制,认识养分比例在生态系统的过程和功能中的作用,而且,阐明生态系统碳氮磷平衡的元素化学计量比格局,对于揭示元素相互作用与制约变化规律,实现自然资源的可持续利用具有重要的现实意义。

1.2 氮磷元素与化学计量学

氮磷作为植物生长的必需矿质营养元素和生态系统常见的限制性元素,在植物体内存在功能上的联系,二者之间具有重要的相互作用,但全球尺度土壤氮磷限制或植物氮磷状况仍然缺乏深入的探讨^[16]。氮磷养分的有效性是调节植物凋落物分解速率和生态系统碳平衡的一个主要因素^[17],较低的土壤养分有效性通常会导致植物叶氮磷含量和光合作用能力发生变化^[18,19]。所以,当土壤养分有效性降低时,生态系统净初级生产力会受到限制^[20],土壤有机质分解作用和森林地表碳积累作用也会降低^[21]。长期生态观测与实验表明,在原生演替期间植物生长的养分限制作用从早期氮有效性的限制转变为后期磷有效性的限制^[22],温带森林地区一般是受氮素限制的,热带地区主要是受磷素限制的^[23,24]。Wardle等^[24]还发现,在大多数长期观测研究中,随着土壤底物年龄的增加,新鲜凋落物和腐殖质的N:P比将增加,因而从热带到温带,森林生态系统将

会发生相似的森林退化现象,导致了土壤磷有效性的降低。尽管该研究使用的森林动力学模型没有考虑物种多样性的功能与作用,其研究结论还需大量研究的论证^[25],但是通过叶和凋落物 N P比的变化可以监测土壤养分的有效性。近年来由于人类活动的强烈影响,这两种元素的循环在速度和规模上都发生了前所未有的改变,导致一系列环境问题的出现,因此 N P化学计量学在养分循环和生态系统功能上的研究就显得极为重要^[11]。

1.3 生态化学计量学与碳循环

凋落物和土壤碳库的增长也受到微生物为维持它们自身碳/养分平衡需要的制约,土壤微生物和植物需求之间可以通过动态交换达到并维持一个平衡的元素比^[6],这表明碳积累速率和存储能力是与限制植物生长的氮和磷的供应相联系的^[23],但目前对土壤和凋落物中碳/养分比值差异与生态系统功能之间关系的认识还不十分清楚。生物量中碳与关键养分元素(氮、磷)化学计量比值的差异能够调控和影响生态系统中碳的消耗或固定过程^[12],是评价氮磷变异性机制的重要工具,所以,可用 C N P化学计量比来分析生态系统碳循环、氮磷元素平衡与制约关系。

目前,全球变化与氮磷元素在碳循环中的控制作用研究方面还存在两个关键科学问题:(1)陆地上有多少新的初级生产力源于土壤有机物的分解和化肥的施用?(2)海洋中有多少新的初级生产力是由陆地输送到海洋和由深海传输到海洋表层的养分而产生的?通过生态系统 C N P比关系的确立,生态化学计量学可为回答陆地和海洋的碳及氮磷养分循环问题提供一个契机^[26]。由于 C N P比在预测和控制生态系统养分循环和生物地球化学过程上的重要性,如果从生态化学计量学理论出发(动态平衡理论和生长速率理论),开展元素化学计量比平衡和非平衡的生态系统比较研究,就能抓住碳循环与元素平衡的趋势与格局。因此,通过对生态系统植物、凋落物和土壤中碳氮磷元素组成比的分析,探讨生态系统元素平衡的 C N P比临界值,预测养分循环速率(通量),并着重从生态化学计量学的理论认识植物、凋落物、土壤相互作用的养分调控因素,进而掌握碳循环调控机制,对于揭示碳氮磷元素之间的交互作用及平衡制约关系,促进生态化学计量学理论的发展,为减缓温室效应提供新思路 and 理论依据,具有重要的现实和科学意义。

2 土壤碳氮磷生态化学计量学研究

土壤碳氮磷比(C N P ratio)是有机质或其它成分中的碳素与氮素、磷素总质量的比值,是土壤有机质组成和质量程度的一个重要指标。土壤 C N P比主要受区域水热条件和成土作用特征的控制,由于气候、地貌、植被、母岩、年代、土壤动物等土壤形成因子和人类活动的影响,土壤碳氮磷总量变化很大,使得土壤 C N P比的空间变异性较大,如我国湿润温带土壤中的 C N比稳定在 10:1到 12:1左右,热带、亚热带地区的红、黄壤则可高达 20:1,而一般耕作土壤表层有机质的 C N比在 8:1到 15:1,平均在 10:1到 12:1之间,处于植物残体和微生物 C N比之间^[27]。不同研究发现美国爱荷华州、巴西、苏格兰、新西兰和印度土壤有机质的 C N P S比分别为 110:10:1.4:1.3、194:10:1.2:1.6、113:10:1.3:1.3、147:10:2.5:1.4、140:10:2.2:1.2、144:10:1.9:1.8,平均来说,土壤腐殖质的 C N P S比大致为 140:10:1.3:1.3,某些情况下 C P比比 C N比的变异性大,即 C P比具有更大的范围,原因在于磷不是复腐殖酸和棕黄酸的结构组分^[2]。研究还表明,不同植被类型的土壤 C N比也存在明显的差异,例如,土壤 C N比从森林的 13上升到退化草地的 17,生态系统高密度部分有机质较轻组部分有着更低的 C N比^[28]。这是因为植物通过消耗和释放不同于环境(土壤和大气)要素比值的元素,从而对土壤 C N P比值产生影响^[10]。土壤的物理结构、化学性质和厚度也会对 C N P比产生一定影响,例如磷的有效性是由土壤有机质的分解速率确定的,较低的 C P比是磷有效性高的一个指标。

2.1 土壤碳氮比值特征

一般来讲,土壤有机质 C N比与其分解速度成反比关系,这是因为土壤微生物在生命活动过程中,既需要碳素做能量,也需要氮素来构成自己的身体。微生物生物量的 C N比约为 10:1,在 40%生长效率的情况下,土壤微生物每分解 25份碳素就需要 1份氮素组成自己的身体,即微生物需要 C N比约为 25:1的底物来满足它们的需氮量^[5]。在 C N比较高时,微生物需要输入氮来满足他们的生长;在 C N比较低时,氮超过微

生物生长所需的部分就会释放到凋落物和土壤中^[5]。因此,幼嫩多汁、C/N比值低的植物残体,矿化和腐殖化都较易进行,分解快,形成的腐殖质量少,而干枯老化 C/N比值高的植物残体则相反。所以,有机物 C/N比值越高,分解速度也就越慢,这是因为微生物得不到足够的氮素来构成其躯体,从而影响其繁殖速度。

土壤有机层的 C/N比较低表明有机质具有较快的矿化作用,所以使得土壤有机层的有效氮含量也较高。从有机层到矿物层,随着土壤厚度的增加,C/N比一般会降低,这从更大程度上反映出土壤深层剖面腐殖质的年代和分层化^[29]。同时,由于碳氮储量确定中的误差导致 C/N比具有相当大的变异性,所以,Batjes^[29]在分析全球土壤 C/N比之前,将 C/N比小于 2和大于 70的数据考虑为异常值并在分析中剔除,通过计算发现全球土壤 C/N比范围从漠境土壤(Yemosols)的 9.9增加到有机土土壤(Histosols)的 29.8。另外根据土壤碳氮储量计算,全球土壤 C/N比平均值为 13.33^[30],中国土壤 C/N比平均值在 10.1~12.1之间^[27]。

目前部分土壤氮储量估算和生态系统碳模型研究中常将土壤 C/N比视为一个常数,并根据土壤和生物量中碳含量以及 C/N比值,近似估计大部分土壤和生物量的氮储量^[4]。例如,科学家们通过假设矿物土壤 C/N比为 10、有机土壤 C/N比为 30(Histosols),利用土壤碳数据,估算全球陆地土壤氮储量约为 240Pg^[21]。除此之外,Schipper等^[3]通过假定土壤 C/N比最小值为 9、10和 11来估计新西兰土壤氮的最大存储能力。由于土壤 C/N比存在相当大的变异性,利用碳储量与固定的 C/N比来计算氮储量会产生较大的不确定性。因此,应构建不同植被和土壤类型的 C/N比数据库,加强不同生态系统类型植物和土壤 C/N比的空间变异性研究,才能深入探讨土壤 C/N比特征的空间格局和调控因素,更加准确地估算土壤碳氮储量和模拟土壤碳氮循环过程。

2.2 土壤碳氮磷比的指示作用

由于土壤 C/N/P比是反映土壤内部碳氮磷循环的主要指标,综合了生态系统功能的变异性,容易测量,而且有助于确定生态过程对全球变化的响应,因而成为确定土壤碳氮磷平衡特征的一个重要参数,而且凋落物和土壤 C/N/P比值也可成为碳氮磷矿化作用和固持作用的指标^[31,32]。

国外在应用生态化学计量学原理研究植物、凋落物和土壤 C/N/P比与食物链、营养结构、养分限制、生物地球化学循环、森林演替与退化等领域,已积累起大量研究资料和成果^[5,6,10,24,33]。其中,N/P比可用作氮饱和的诊断指标,并被用于确定养分限制的阈值^[34,35]。例如,当湿地植物叶 N/P比 <14时存在氮限制,叶 N/P比 >16时存在磷限制^[35]。一些研究还发现,土壤 C/N比与冠层生物化学成分、凋落物 C/N比、土壤净氮硝化和反硝化作用存在显著的相关关系^[31,32,36]。土壤有机层 C/N比大于 30或小于 30分别是硝酸盐淋溶风险低或高的阈值^[32]。Aitkenhead and McDowell^[37]也发现土壤 C/N比可用于预测森林土壤溶解有机碳(DOC)浓度和解释生态系统中 DOC通量 99.2%的变异性,因而,C/N比成为森林和森林溪流有机质分解作用的预测指标^[10]。

有关研究指出,植物、凋落物和土壤碳氮磷比值可以作为养分限制、碳氮磷饱和的诊断和有效预测指标^[34,35],其中叶 N/P比是植物生长养分限制的敏感性指数,可作为判断氮沉降对生态系统健康影响的有效工具^[35]。湿地植物凋落物的分解也经常受到土壤氮或磷的有效性的限制,所以,养分限制类型能通过凋落物化学特性(氮含量、磷含量和 N/P比)来预测^[17,38]。由于养分限制类型不仅可以由 N/P比而且也可由氮、磷含量本身来确定,使得土壤 C/N/P比在生态系统功能和过程上的指示作用受到一定的约束。当土壤 C/P、C/N、N/P比达到什么比值时,哪种元素是限制性的?土壤碳氮磷比指示作用的有效范围有多大?这都是土壤碳氮磷生态化学计量学进一步研究的基本问题。

2.3 土壤碳氮磷比对碳固定的影响

生态系统碳储存能力的变化可从 3个方面来解释:外源性养分的总供应量;不同系统组分之间碳、氮和其他元素的分布格局;组分自身化学计量学比率的变化^[6]。因此,生态系统碳储存量会在如下情况时增加:(1)生态系统养分库增加;(2)生态系统组分的 C:养分比增加;(3)养分从低 C:养分比组分到高 C:养分比组分的再分配^[23,39-42]。

生态系统碳循环和碳固定效率取决于关键养分元素输入量和需求之间的平衡,以及养分的有效性^[6]。由于植被和土壤的 C 养分比差异很大,所以碳固定依赖于植被和土壤之间碳和养分的分配、以及输入的碳对微生物组成的影响^[43]。土壤微生物通过调整对养分有效性的矿化酶的生产力,以便获取与它们生长需要的相似比例的碳、氮和磷,假若氮和磷的供应不充分将会导致氮或磷矿化酶生产力的增加^[44~46],从而影响到土壤有机质的分解速率。地上和地下生态系统凋落物质量(通常表示为 C/N 比)对微生物调节过程(例如分解作用和矿化作用)有较大的影响^[47]。因此,土壤微生物量 C/P 比值可作为衡量微生物矿化土壤有机物质释放磷或从环境中吸收固持磷素潜力的一种指标^[48]。有研究表明,微生物量的 C/P 比一般在 7~30 之间变化,C/P 比值小说明微生物在矿化土壤有机质中释放磷的潜力较大,土壤微生物量磷对土壤有效磷库有补充作用;C/P 比值高则说明土壤微生物对土壤有效磷有同化趋势,易出现微生物与作物竞争性吸收土壤有效磷的现象,具有较强的固磷潜力^[48]。但是,不同碳库储量按照比例增加的相似性并不是因为生态系统模仿生物的碳、氮或磷的分配,而是因为组成生态系统的相互作用的生物本身,它们单个细胞和个体上必须服从化学计量学规则^[6],这又极大地限制了生态系统水平的碳储量和通量潜力,使得生态系统不可能无限制地净吸收固定大气碳。

大气 CO₂浓度的上升可能导致陆地植被具有更高的碳固定速率和更高的 C/N 比,而陆地凋落物的 C/N 比的变化反过来能改变矿化作用速率和碳吸收的可行性^[49~51]。这意味着生态系统组分化学计量学的变化可能会进一步影响土壤食物链的其他部分^[6],而土壤有机质分解作用是土壤生态功能的一个关键过程,受到碳、氮、磷的限制^[6,52],并且碳氮磷在土壤-植物-凋落物-土壤中的再分配过程,可以揭示生态系统碳的吸收固定^[23]。所以,探讨生态化学计量学特征对土壤养分通量、碳固定和净平衡的调控因素是必要的^[7,8]。

人类活动对全球碳氮磷循环的干扰正在改变这些元素的相对有效性,从而对气候和生态系统具有潜在地全球性影响^[53,54]。因此,生态化学计量学的应用也应有助于认识化石燃料燃烧释放碳的命运,以及它们与人为活动对限制性养分有效性影响的相互作用。既然生态化学计量学的提出可以阐明海洋和陆地植被对碳的吸收及释放机制,这种释放与吸收机制一旦研究清楚,将有利于人类了解甚至是控制全球碳循环^[12]。由于主要元素的化学计量学(主要是 C/N/P)被建议为生态驱动力^[24],所以,利用 C/N/P 比这样易获取的生态参数预测生态系统碳氮磷的平衡趋势,有助于估算生态系统碳汇潜力,并能节省大规模精细尺度采样、分析费用和人力。

2.4 生态系统组分之间碳氮磷比的关系

生态系统内部碳氮磷循环是在植物、凋落物和土壤之间相互转换的,生物群系叶 C/N/P 比值的稳定性能影响到土壤养分关系,反过来对植物的养分有效性也会产生反馈^[47],然而,现在的植物、凋落物和土壤元素组成的相互影响研究大多是分析叶 C/N 比与地上生物量的关系、凋落物 N/P 比变异性与叶 N/P 比纬向空间分布特征的关系、冠层 C/N 比与土壤 C/N 比的相关性等^[17,25],没有充分考虑 C/N/P 比在这 3 个库之间的差异和相互作用。目前,有部分研究计算了全球或区域尺度的植物叶、凋落物和土壤中的碳氮磷元素比值。例如,McGroddy 等^[47]基于大量自然成熟林叶和凋落物(温带阔叶林、温带针叶林和热带森林)碳氮磷文献数据发现,对于整个全球森林生态系统来说,叶片 C/N/P 比为 12/12.28/1,凋落物 C/N/P 比为 30/07.45/1,统计特征类似于海洋环境中众所周知的 Redfield 比率。然而,这些研究尚未将植物 C/N/P 比的格局与土壤 C/N/P 比的状况联系起来。尽管植物组织中的氮磷含量可反映土壤有效氮磷现状^[38],而且科学家们已经对不同森林植物-土壤-养分强烈的耦合作用进行了阐述^[55],但是总体而言,将植物-凋落物-土壤作为一个完整的系统加以研究,探讨碳氮磷元素化学计量比在整个系统中的变化格局及其相互作用的报道仍然不多,表明该领域需要进一步地探索,才能真正揭示碳氮磷平衡的内在机制。

目前,生态化学计量学主要关注植物氮、磷元素的比率关系,因为陆地植物器官中的 N/P 比相对恒定是植物在地球上生存的重要适应机制^[57],所以,可利用植物 N/P 比为切入点研究植物(自养型生物)生态化学计量学与环境变化和生态系统稳定性的相互关系^[12]。由于植物叶片的 N/P 比临界值可以作为判断环境对植物

生长的养分供应状况的指标^[56],因此应用 N P化学计量学的原理和方法,有望代替传统的野外养分添加实验,来研究不同草地受养分限制的状况^[57]。一般而言,植物生长的养分限制是与叶限制性元素的低浓度相关的^[58],而且凋落物和叶 C N P比之间的差异反映了叶衰落期间养分的再吸收效率,这是在养分供应有限的环境中进化出来的一种保持养分的机制性解释。Mcgoddie等^[47]也发现所有生物群系凋落物平均的 C N和 C P比率比相对应的叶的要高,尽管生物群系的叶 C N比存在较大差异,但是全球凋落物 C N比接近一个常数,指出了植物的养分再吸收过程对氮磷关系有着广泛的影响,表明养分的再吸收是一个全球性的重要机制,特别是对磷,进一步研究应分析土壤 C N P比的变化对养分再吸收效率的制约作用。

新鲜叶、凋落物、土壤(根际内外) C N P比的差异大小,代表了微生物、生产者维持生态平衡面临更大的养分竞争,其中参与矿化作用的土壤有机质组分的 C N比不能反映根际土壤的 C N比,但可以随着环境条件的变化而变化,然而目前尚未明确变化的驱动因素^[59],全球 C N P比规律如何转换成土壤-根系-微生物系统内的养分关系需要深入分析^[47]。Daufresne and Loreau^[60]研究结果表明,初级生产者和分解者的碳养分比在生态系统持续性、稳定性上发挥着关键性的作用,所以,生物群系和全球尺度叶 C N P比率广泛的恒定、稳定性会影响到土壤母体内的养分关系,反过来能对针对植物的养分有效性产生反馈作用^[47]。尽管不同生物群系内外之间植物-土壤-养分的耦合关系已有研究分析^[55],但是这些比值并不能单一地表示生态系统的状况,必须结合其他属性,例如叶面积指数、冠层化学特性、凋落物氮磷含量、土壤物理化学特性。植物、凋落物和土壤之间 C N P比的差异意味着总生长效率在元素中的变化,这些差异成为解释生态系统结构的一个分析工具。土壤碳氮磷生态化学计量学的研究将有助于认识土壤-植物-微生物相互作用的养分调控因素,有助于辨别土壤养分动态平衡的阈值,以及认识植物吸收过程和体内养分之间的交互作用。

从生物学的观点来看,生态化学计量学与生物进化、生物体行为和大尺度生态系统过程有着紧密地联系^[61]。第一,进化行为明显地影响了比生物体组成更为基础的生物体元素比率,使得生态化学计量学理论与进化学理论联系起来。第二,元素比率具有很强的环境分异特征(适应个体差异的),随着构成其基础的地质学、大气组成和许多因素而变化。第三,生物体通过不同于周边环境的一定比率来“消费”和释放元素,从而对周边环境的化学计量学发挥调控作用,表明环境和生物体化学计量学之间存在复杂的反馈关系,假若该关系失调的话,可能会触发种群和进化上的响应。通过结合养分循环和光照,Stenter和 Elser^[10]也阐述了化学计量学理论是对生态热力学的补充。生态化学计量学还能以环境中相互作用的生物体的物质平衡来认识生态动力学,以元素组成来揭示生物化学和生态学之间联系,从而分析和预测生态系统的结构和动力学^[10,14]。因此,探讨生态系统各个组分(植物、凋落物和土壤)之间碳氮磷比与环境要素的关系是认识生态系统动态平衡的重要方面。

3 人类活动对碳氮磷生态化学计量学特征的影响

生物量中碳与养分比值的差异能够调控生态系统中有有机物质的变化,影响生物圈中碳的消耗或固定过程,但环境决定了植物体内的化学组成,而人类活动可以改变环境条件,包括施肥和污染等,比如欧洲的氮污染(氮的相对过剩)与原始植被退化就是一个典型例子^[12],这些改变会导致养分循环发生变化,而养分循环改变将强烈地影响生态系统、碳循环和地球气候之间的相互作用^[5]。

目前,人类活动对生物地球化学循环的影响逐渐加剧,自从工业化以来,全球活性氮总量极大地增长了^[62],人为产生的活性氮总量为 $140 \times 10^6 \text{ t a}^{-1}$,被添加到自然氮的生产总量 $300 \times 10^6 \text{ t a}^{-1}$ 中^[63]。相对于全球 CO_2 效应来说,活性氮沉降区域性的影响更大(例如,国家-大陆洲际尺度),并且更多地沉降在距离氮源数百公里范围内^[33]。由于人类活动导致的大气氮沉降不断增加,可能通过刺激森林生长而减缓大气 CO_2 的上升,所以科学界对氮沉降对碳固定作用的研究兴趣不断增加^[64-68]。人为活动也影响到了全球磷循环,磷流动速率从工业化之前的 $9 \times 10^6 \text{ t a}^{-1}$ 到目前的 $55 \times 10^6 \text{ t a}^{-1}$ ^[63]。Falkowski等^[54]研究发现,人类活动使 C、N、P通量分别增加了 13%、108%和 400%,自然过程的全球 C N P计量比约为 20333:43:1,人类活动造成的 C N P计量比约为 667:12:1。由于养分输入比例的变化,不同生态系统结构和功能会产生内在的敏感性差异^[33]。

当前 C N P比格局的空间变异描述了不同人类活动对生物地球化学循环影响的尺度差异,不同尺度碳氮和磷的影响和它们不同的生物地球化学循环的性质,意味着它们的化学计量学比率在时空尺度上存在很大的变异性,以及对生物具有不同的影响^[33]。人类活动对全球碳氮磷循环的影响与自然界本身的元素循环过程完全不同,因此,必须了解生物群落中碳、氮、磷的耦合关系,以便更好地预测人类干扰对区域生态系统和生物圈的影响^[10]。同时,多种元素通量之间比率的化学计量学方法,可能是更好地认识人为活动对生态系统过程和服务影响的有效工具^[33]。

4 碳氮磷生态化学计量学研究发展方向

近年来,国内针对森林生态系统碳源汇的研究比较多,对植物生物量和土壤碳储量开展了大量探讨^[69~72],也有研究应用高光谱技术提取植被生化参数和估测植物叶片碳氮比^[73~76]。但是相对国际上对生态化学计量学研究十分活跃而言,生态化学计量学在中国目前尚没有受到广泛关注^[11,12]。最近,张丽霞等^[57]应用化学计量学的原理和方法,研究了内蒙古典型草原两种演替系列的生物量和 N P化学计量学特征的变异。Han等^[77]基于中国 753个物种的数据探讨了中国陆地植被叶氮磷含量及其化学计量比特点,得到中国陆地植被叶平均氮磷含量和 N P比分别为 $18.6, 1.21 \text{ mg g}^{-1}$ 和 14.4。他们的研究表明,随着纬度增加(年均温度降低)叶氮磷含量增加,但是 N P比没有表现出明显的变化,而中国植物整体 N P比比全球平均得要高很多,可能是由于中国土壤磷含量比其他地区更加短缺^[77]。这些研究大多集中在应用生态化学计量学原理分析植物叶 N P比和微生物生物量 C P比,很少将植物凋落物-土壤作为一个完整的系统来考虑,探讨碳氮磷在其中的动态平衡过程及能量的驱动作用,分析森林生态系统碳氮磷平衡状况与碳、能量通量的关系,对森林潜在最大碳氮磷储量的认识依然有限。

综合国内外有关生态系统养分循环和全球变化研究进展,未来 5个生态系统碳氮磷生态化学计量学研究的发展方向值得关注。

(1)开展多种生态控制试验,阐明生态系统 C N P比化学计量学特征及其调控机制

每个主要元素有它自己独特的化学计量学^[14],从更广泛的意义上,生态系统能被简化为一个元素组成的化学计量学,尽管这样的化学描述过于简单,但是它们提出了一些需要大量研究来回答的重要科学问题:各种有机体是否存在一个固定的化学计量比值?不同有机体的化学元素组成是否相互影响?生物体如何达到一定的组成比?假若它的构成元素数量上不足,那么会发生什么情况?对于包含该生物体的生态系统,随之会发生什么情况?^[61]。虽然 C N P平衡比是一个分析生态系统的强有力的工具,但是确定生物量 C N P化学计量学的内在机制仍然不清楚^[10,14]。Mcgroddy等^[47]也提出 3个基本问题:(1)通过全球性 C N P比率特征描述的森林,是否具有与海洋类似于 Redfield的比值?(2)生物群系尺度的 C N P关系是否在对养分供应预测的变化上存在差异?(3)生态系统养分投入的格局(平均的碳化学计量学比率)是否随着生态系统生物量或生产力的梯度而发生变化?

针对上述科学问题,为了使 C N P比有助于预测未来生态系统物种组成和生态系统功能随着时间可能发生的变化,需要采用多种生态控制试验,开展实地观测,收集不同季节叶、凋落物和土壤样品,对比分析处于不同演替阶段的生态系统 C N P比特征,调查生态系统组分碳氮磷含量、分解作用的养分限制作用、碳氮磷矿化作用中酶的活性之间的关系。通过检验养分供应对地上净第一性生产力和地表碳积累作用的影响,探讨典型生态系统类型的养分利用和再吸收效率,来评价养分对碳动力学的控制,从而阐明生态系统 C N P比化学计量学特征及其调控机制。

(2)建立多元素循环的简化生态系统模型

生态化学计量学能简化复杂生态系统研究的维数,就是通过生物体组成元素的比值既能确定生物体的关键特征,也能定义它们对环境的资源需求^[61]。所以,可以建立一个多元素循环的简化生态系统模型,综合考虑生物量、凋落物和土壤中碳和养分的耦合、养分限制和净第一性生产力提供能量的作用、分解者的再循环作用,以及导致对养分间接竞争的化学计量学抑制过程。该模型应能够:(1)考虑养分循环和碳限制因素,并可

检查间接互利共生关系和对养分间接竞争的生产者-分解者系统的持续性; (2) 探讨竞争能力和生产者-分解者的碳:养分比对于维持生态系统的作用。

(3) 加强氮磷沉降对森林生态系统碳氮磷平衡特征的影响

氮沉降会导致土壤和植物叶 C:N 比发生变化, 而凋落物 C:N 比变化反过来能改变矿化作用速率^[78], 但凋落物 C:N 比的变化对凋落物周转速率影响的认识目前仍不清楚^[6]。以往研究更多是侧重于氮对热带森林碳动态平衡的限制作用, 对北方地区土壤磷有效性调控 (包括温度) 的研究较少^[9], 所以, 应加强北方地区碳氮磷元素循环的调控因素与时空变异格局的研究。南方地区是我国主要的工业分布区, 也是目前酸沉降最严重的区域之一^[79]。因此, 我们必须考虑不同区域的碳氮磷相互作用的不同行为, 加强分析氮磷沉降与我国森林生态系统碳氮磷平衡特征 (元素化学计量比) 的关系, 建立氮磷沉降人工控制实验, 构建模型模拟氮磷沉降对森林 C:N:P 比的影响。

同时, 也要关注考虑叶面积指数与植物和土壤碳氮磷比的关系, 探讨生物和非生物因素对土壤和植物元素组成的调控机制, 阐明食物链通过碳氮磷的化学计量学对氮磷沉降或其他生态过程的影响, 分析生态系统 C:N:P 比关系在对养分供应预测的变化上存在的差异。

(4) 加强生态系统碳氮磷平衡与能量、碳通量关系的研究

元素和能量在生态系统间的流动过程是相互耦合的, 而且元素的相对丰度 (养分比例) 能控制养分循环和能量流动的速率^[5]。叶氮含量决定了叶片 (冠层) 光合作用的速率, 冠层气孔导度又与光合作用速率成正比, 气孔导度大小能影响能量的传输^[80], 所以 C:N:P 比是否平衡对生态系统的能量 (显热、潜热) 分配有着影响作用。由于生态化学计量学是研究生态系统能量平衡和化学元素 (主要是碳、氮、磷) 质量平衡及其对生态交互作用影响的一种理论^[10], 而目前人们对元素平衡和能量平衡关系的认识依然不足, 所以, 未来可利用凋落物相关通量塔观测的水碳能量通量, 将元素比率和能量流动结合起来分析, 探讨生态系统 C:N:P 比与能量、碳通量之间的关系, 建立叶、凋落物和土壤 C:N:P 比与能量、碳通量的数学模式, 并基于生态化学计量学理论深入探讨碳氮磷元素平衡和能量平衡的联系。

(5) 生态系统组分碳氮磷比的空间分布特征

最近国外科学家研究了森林叶 C:N:P 比纬向空间分布特征及其与气候要素的关系, 发现随着向赤道接近, 年均温度和生长季长度增加, 森林叶氮磷含量降低而叶 C:N 比、C:P 比和 N:P 比会增加, 叶 C:N、C:P 和 N:P 比沿着地理位置和温度的梯度可能是由植物生理学、土壤地球化学和植物群落组成的变化驱动的^[16, 23, 25], 也存在叶氮磷生物地理分布的其他潜在驱动力, 包括降水梯度^[16]。

由于叶氮磷含量反映了土壤氮磷的有效性^[59, 81], 叶氮磷含量的格局能更深入认识生态化学计量学、全球碳模拟和宏观生态学的变化^[10, 82, 83]。因此, Reich and Oleksyn^[16]收集了全球 452 个地点 1280 种植物的 5087 个观测数据, 探讨了全球尺度叶氮磷含量的格局和 N:P 比与地理学、温度和其他气候因素的广泛尺度上变异性的关系。研究结果支持如下假设: (1) 因为与温度相关的植物生理的化学计量学和土壤基质年龄的生物地理梯度的变化, 叶氮磷含量从热带到干旱的中纬度地区增加; 由于高纬寒冷的温度对生物地球化学的影响, 所以高原或高纬度地区叶氮磷含量减少; (2) N:P 比随着平均温度和朝向赤道而增加, 是因为磷在古老的赤道土壤是一个主要限制元素, 而氮在更年轻和高纬土壤中是主要的限制性元素^[16]。叶氮磷生物地理梯度的发生可归因于温度对植物生理学或土壤生物地球化学的影响, 也包括土壤基质年龄的地理格局, 所有这些因素可能进一步被植物种类组成或特性变化、病虫害、食草动物和其他变量所影响^[16]。

全球尺度土壤氮磷限制或植物氮磷状况仍然没有被很好地分析和探讨, 进一步的分析需要考虑凋落物和土壤 C:N:P 比随着水热梯度的变化特征, 这样才能更好地解释植物叶 C:N:P 比空间格局的变化原因与养分限制的有效预测。这些格局对于认识植被化学和生态系统功能的生物地理尺度转换和发展区域及全球尺度的模拟工具具有重要意义。

References:

- [1] Lal R. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science*, 2004, 304.
- [2] Stevenson F J, Cole M A. Cycles of soil carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients USA: John Wiley & Sons Inc, 1999.
- [3] Schipper L A, Percival H J, Sparling G P. An approach for estimating when soils will reach maximum nitrogen storage. *Soil Use and Management*, 2004, 20: 281-286.
- [4] Han X G, Li L H, Huang J H. An introduction to biogeochemistry. Beijing: Higher Education Press, 1999.
- [5] Chapin S F III, Matson P, Mooney H A. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer-Verlag, New York, Inc, 2002.
- [6] Hessen D O, Ågren G I, Anderson T R, *et al*. Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry. *Ecology*, 2004, 85 (5): 1179 - 1192.
- [7] Giardina C P, Ryan M G. Biogeochemistry-soil warming and organic carbon content-reply. *Nature*, 2000, 408: 790.
- [8] Grace J, Rayment M. Respiration in the balance. *Nature*, 2000, 404: 819-820.
- [9] Hobbie S E, Nadelhoffer K J, Högberg P. A synthesis: The role of nutrients as constraints on carbon balances in boreal and arctic regions. *Plant and Soil*, 2002, 242: 163-170.
- [10] Sterner R W, Elser J J. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [11] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Application of N: P Stoichiometry to Ecology Studies. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45 (9): 1009-1018.
- [12] Zeng D H, Chen G S. Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29 (6): 1007-1019.
- [13] Else J J, Fagan W, Denno R F, *et al*. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, 408: 578-580.
- [14] Michaels A F. The ratios of life. *Science*, 2003, 300: 906-907.
- [15] Schindler D W. Balancing planets and molecules. *Nature*, 2003, 423: 225-226.
- [16] Reich P B and Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *PNAS*, 2004, 101 (30): 11001-11006.
- [17] Güsewell S, Freeman C. Enzyme activity during N- and P-limited decomposition of wetland plant litter. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH*, 2003, 69: 95-106.
- [18] Cordell S, Goldstein G, Meinzer F C, *et al*. Morphological and physiological adjustment to N and P fertilization in nutrient-limited *Metrosideros polymorpha* canopy trees in Hawaii. *Tree Physiology*, 2001, 21: 43-50.
- [19] Cordell S, Goldstein G, Meinzer F C, *et al*. Regulation of life-span and nutrient-use efficiency of *Metrosideros polymorpha* trees at two extremes of a long chronosequence. *Oecologia*, 2001, 127: 198-206.
- [20] Harrington R A, Fownes J H, Vitousek P M. Production and resource use efficiencies in N- and P-limited tropical forests: a comparison of responses to long-term fertilization. *Ecosystems*, 2001, 4: 646-657.
- [21] Hobbie S E and Vitousek P M. Nutrient limitation of decomposition of Hawaiian forests. *Ecology*, 2000, 81: 1867-1877.
- [22] Vitousek P M and Farrington H. Nutrient limitation and soil development: experimental tests of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry*, 1997, 37: 63-75.
- [23] Herbert D A, Williams M, Rastetter E B. A model analysis of N and P limitation on carbon accumulation in Amazonian secondary forest after alternate land-use abandonment. *Biogeochemistry*, 2003, 65: 121-150.
- [24] Wardle D A, Walker L R, Bardgett R D. Ecosystem Properties and Forest Decline in Contrasting Long-Term Chronosequences. *Science*, 2004, 305: 509-513.
- [25] Kitayama K. Comment on "Ecosystem Properties and Forest Decline in Contrasting Long-Term Chronosequences". *Science*, 2005, 308: 633b.
- [26] Lemman A, Mackenzie F T, VerLMB. Nitrogen and phosphorus controls of the carbon cycle. *Journal of Conference Abstracts*, 2000, 5: 638.
- [27] Huang C Y. *Pedology*. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2000.
- [28] de Camargo P B, Trumbore S, Martinelli L, *et al*. Soil carbon dynamics in regrowing forest of eastern Amazonia. *Global Change Biology*, 1999, 5: 693-702.
- [29] Batjes N H. Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science*, 1996, 47: 151-163.
- [30] Post W M, Pastor J, Zinke P J, *et al*. Global patterns of soil nitrogen storage. *Nature*, 1985, 317: 613-616.
- [31] Dise N B, Matzner E, Forsius M. Evaluation of organic horizon C/N ratio as an indicator of nitrate leaching in conifer forests across Europe. *Environmental Pollution*, 1998, 102 (SI): 453-456.
- [32] Gundersen P, Callesen I, de Vries W. Nitrate leaching in forest ecosystems is controlled by forest floor C/N ratio. *Environmental Pollution*, 1998, 102: 403-407.
- [33] Ptacnik R, Jenerette G D, Verschoor A M, *et al*. Applications of ecological stoichiometry for sustainable acquisition of ecosystem services. *OIKOS*, 2005, 109: 52-62.
- [34] Güsewell S, Koerseman W, Verhoeven J T A. Biomass N/P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in Wetlands. *Ecological Applications*, 2003, 13 (2): 372-384.
- [35] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of*

- Applied Ecology, 2003, 40: 523-534.
- [36] Ollinger S V, Smith M L, Martin M E, *et al* Regional variation in foliar chemistry and n cycling among forests of diverse history and composition. *Ecology*, 2002, 83(2): 339-355.
- [37] Aitkenhead J A, McDowell W H. Soil C N ratio as a predictor of annual riverine DOC flux at local and global scales. *Global Biogeochemical Cycles*, 2000, 14(1): 127-138.
- [38] Gathumbi S M, Bohlen P J, Graetz D A. Nutrient Enrichment of Wetland Vegetation and Sediments in Subtropical Pastures. *Soil Sci Soc Am J*. 2005, 69: 539-548.
- [39] Schimel D S. Biogeochemical feedbacks in the earth system. In: Leggett J. ed. *Global warming: the greenhouse report*. Oxford University Press, Oxford, England, 1990, 68-82.
- [40] Shaver G R, Billings W D, Chapin F S III, *et al* Global change and the carbon balance of arctic ecosystems. *BioScience*, 1992, 42: 433 - 441.
- [41] Rastetter E B and Shaver G R. A model of multiple-element limitation for acclimating vegetation. *Ecology*, 1992, 73: 1157-1174.
- [42] McKane R B, Rastetter E B, Melillo J M, *et al* Effects of Global change on carbon storage in tropical forests of South America. *Global Biogeochemical Cycle*, 1995, 9: 329-350.
- [43] Townsend A R, Braswell B H, Holland E A, *et al* Spatial and temporal patterns in terrestrial carbon storage due to deposition of fossil fuel nitrogen. *Ecological Applications*, 1996, 6: 806-814.
- [44] Sinsabaugh R L, Antibus R K, Linkins A E, *et al* Wood decomposition: nitrogen and phosphorus dynamics in relation to extracellular enzyme activity. *Ecology*, 1993, 74: 1586-1593.
- [45] Sinsabaugh R L, Moorhead D L. Resource allocation to extracellular enzyme production: a model for nitrogen and phosphorus control of litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, 26: 1305-1311.
- [46] Olander L P, Vitousek P M. Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability. *Biogeochemistry*, 2000, 49: 175 - 190.
- [47] Mcgroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C N P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial redfield-type ratios. *Ecology*, 2004, 85(9): 2390-2401.
- [48] Peng P Q, Zhang W J, Tong C L, *et al* Soil C, N and P contents and their relationships with soil physical properties in wetlands of Dongting Lake flood plain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(10): 1872-1878.
- [49] Aber J D, Melillo J M. Litter decomposition: measuring relative contributions of organic matter and nitrogen to forest soils. *Canadian Journal of Botany*, 1980, 58: 416-421.
- [50] McLaugherty C A, Pastor J, Aber J D. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology*, 1985, 66: 266-275.
- [51] Bosatta E, Ågren G I. Dynamics of carbon and nitrogen in the organic matter of the soil: A generic theory. *The American Naturalist*, 1991, 138: 227-245.
- [52] Griffiths B S, Ritz K, Bardgett R D, *et al* Ecosystem response of pasture soil communities to fumigation-induced microbial diversity reductions: an examination of the biodiversity ecosystem function relationship. *Oikos*, 2000, 90: 279-294.
- [53] Vitousek P M, Aber J D, Howarth R W, *et al* Human alterations of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications*, 1997, 7: 737-750.
- [54] Falkowski, P, Scholes R J, Boyle E, *et al* The global carbon cycle: a test of our knowledge of Earth as a system. *Science*, 2000, 290: 291-296.
- [55] Jobbágy E G and Jackson R B. The distribution of soil nutrients with depth: global patterns and the imprint of plants. *Biogeochemistry*, 2001, 53: 51-77.
- [56] Güewell S. N P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164: 243-266.
- [57] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Differential Responses of N:P Stoichiometry of *Leymus chinensis* and *Carex korshinskyi* to N Additions in a Steppe Ecosystem in Nei Mongol. *Acta Botanica Sinica*, 2004, 46(3): 259-270.
- [58] Campo J, Vázquez-Yanes C. Effects of Nutrient Limitation on Aboveground Carbon Dynamics during Tropical Dry Forest Regeneration in Yucatán, Mexico. *Ecosystems*, 2004, 7: 311-319.
- [59] Hobbie S E, Gough L. Foliar and soil nutrients in tundra on glacial landscapes of contrasting ages in northern Alaska. *Oecologia*, 2002, 131: 453-462.
- [60] Daufresne T and Loreau M. Ecological Stoichiometry, Primary Producer-Decomposer Interactions, and Ecosystem Persistence. *Ecology*, 2001, 82(11): 3069-3082.
- [61] Schimel D S. All life is chemical. *BioScience*, 2003, 53(5): 521-524.
- [62] Galloway J N, Cowling E B, Seitzinger S P, *et al* Reactive nitrogen: too much of a good thing? *AMBIO*, 2002, 31: 60-63.
- [63] Mackenzie F T, Vera L M, Lerman A. Centuryscale nitrogen and phosphorus controls of the carbon cycle. *Chemical Geology*, 2002, 190: 13 - 32.
- [64] Nadelhoffer K J, Emmett A, Gundersen P, *et al* Nitrogen deposition makes a minor contribution to carbon sequestration in temperate forests. *Nature*, 1999, 398: 145-148.
- [65] Schlesinger W H, Lichten J H. Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO₂. *Nature* 2001,

- 411: 466.
- [66] Oren R, Ellsworth D S, Johnsen K H, *et al* Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO₂-enriched atmosphere. *Nature*, 2001, 411: 469-472.
- [67] Altab M A, Higginson M J, Murray D W. The effect of millennial-scale changes in Arabian Sea denitrification on atmospheric CO₂. *Nature*, 2002, 415: 159-162.
- [68] Ganeshram R S, Pedersen T F, Calvert S E, *et al* Reduced nitrogen fixation in the glacial ocean inferred from changes in marine nitrogen and phosphorus inventories. *Nature*, 2002, 415: 156-159.
- [69] Fang J Y, Liu G H, Xu, S L. Carbon reservoir of terrestrial ecosystem in China. In: Wang G C, Wen Y P, eds. *Monitoring and relevant process of greenhouse gas concentration and emission*. Beijing: Chinese environment sciences Press, 1996. 109-128.
- [70] Wu Z M, Zeng Q B, Li Y D, *et al* A preliminary research on the carbon storage and CO₂ release of the tropical forest soils in Jianfengling, Hainan island, China. *Acta Phytocologica Sinica*, 1997, 21(5): 416-423.
- [71] Fang J Y, Chen A, Peng C H, *et al* Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. *Science*, 2001, 292(5525): 2320-2322.
- [72] Fang Y, Mo J, Peng S, *et al* Role of forest succession on carbon sequestration of forest ecosystems in lower subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(9): 1686-1694.
- [73] Niu Z, Chen Y H, Sui H Z, *et al* Mechanism analysis of leaf biochemical concentration by high spectral remote sensing. *Journal of Remote Sensing*, 2000, 4(2): 125-130.
- [74] Shi R H, Niu Z, Zhuang D F. Feasibility of Estimating Leaf C/N Ratio with Hyperspectral Remote Sensing Data. *Remote Sensing Technology and Application*, 2003, 18(2): 76-80.
- [75] Yan C Y, Jiang G M, Wang C, *et al* Theoretical Simulation of Single Leaf's Optical Characteristics. *Journal of Remote Sensing*, 2003, 7(2): 81-85.
- [76] Shen Y, Niu Z, Yan C Y. Estimation models for vegetation water content at both leaf and canopy levels. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(7): 1218-1223.
- [77] Han W, Fang J Y, Guo D, *et al* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168: 377-385.
- [78] Schimel D S. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology*, 1995, 1: 77-91.
- [79] Larssen T, Seip H, Semb A, *et al* Acid deposition and its effects in China: an overview. *Environmental Science & Policy*, 1999, 2: 9-24.
- [80] Arain M A, Black T A, Barr A G, *et al* Effects of seasonal and interannual climate variability on net ecosystem productivity of boreal deciduous and conifer forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 2002, 32: 878-891.
- [81] Vitousek P M, Turner D R, Kitayama K. Foliar nutrients during long-term soil development in Hawaiian montane rain forest. *Ecology*, 1995, 76, 712-720.
- [82] Moorcroft P R, Hurtt G C, Pacala S W. A Method for Scaling Vegetation Dynamics: The Ecosystem Demography Model. *Ecological Monograph*, 2001, 71(4): 557-585.
- [83] Brown J H. Macroecology: progress and prospect. *Oikos*, 1999, 87, 3-14.

参考文献:

- [4] 韩兴国, 李凌浩, 黄建辉. 生物地球化学概论. 北京: 高等教育出版社, 1999.
- [11] 张丽霞, 白永飞, 韩兴国. N/P化学计量学在生态学研究中的应用. *植物学报*, 2003, 45(9): 1009~1018.
- [12] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1007~1019.
- [27] 黄昌勇. 土壤学. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [48] 彭佩钦, 张文菊, 童成立, 等. 洞庭湖湿地土壤碳、氮、磷及其与土壤物理性状的关系. *应用生态学报*, 2005, 16(10): 1872~1878.
- [57] 张丽霞, 白永飞, 韩兴国. 内蒙古典草原生态系统中N素添加对羊草和黄囊苔草N/P化学计量学特征的影响. *植物学报*, 2004, 46(3): 259~270.
- [69] 方精云, 刘国华, 徐嵩龄. 中国陆地生态系统的碳库. 见: 王庚辰, 温玉璞主编. *温室气体浓度和排放监测及相关过程*. 北京: 中国环境科学出版社, 1996, 109~128.
- [70] 吴仲民, 曾庆波, 李意德, 等. 尖峰岭热带森林土壤C储量和CO₂排放量的初步研究. *植物生态学报*, 1997, 21(5): 416~423.
- [73] 牛铮, 陈永华, 隋洪智, 等. 叶片化学组分成像光谱遥感探测机理分析. *遥感学报*, 2000, 4(2): 125~130.
- [74] 施润和, 牛铮, 庄大方. 利用高光谱数据估测植物叶片碳氮比的可行性研究. *遥感技术与应用*, 2003, 18(2): 76~80.
- [75] 颜春燕, 蒋耿明, 王成, 等. 植被单叶光谱特性的理论模拟. *遥感学报*, 2003, 7(2): 81~85.
- [76] 沈艳, 牛铮, 颜春燕. 植被叶片及冠层层次含水量估算模型的建立. *应用生态学报*, 2005, 16(7): 1218~1223.